

Observation des décalages entre le caractère indicateur de la flore du sous-bois et les formes d'humus sur les stations forestières d'Argonne

Sylvain Gaudin

CRPF
6 place Sainte-Croix
51000 Châlons-en-Champagne
sylvain.gaudin@crpf.fr

Résumé. La réalisation de relevés phytoécologiques pour l'élaboration du Guide des stations de l'Argonne a fait apparaître des décalages entre les formes d'humus et le caractère indicateur de la flore du sous-bois. Ces décalages ont été caractérisés. Différentes données (texture des sols, topographie, ancienneté de l'état boisé et présence d'espèces fixatrices d'azote) ont été mis en relation avec les décalages constatés. D'autres facteurs, qui n'ont pas pu être étudiés, peuvent également avoir une valeur explicative.

Mots-clés : flore, caractère indicateur, groupe écologique, humus, décalage, Argonne.

Un botaniste qui effectue régulièrement des relevés floristiques finit par associer des plantes entre elles. Ainsi, une parcelle de forêt dans laquelle se rencontrent la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) et la germandrée scorodoine (*Teucrium scorodonia* L.) aura de fortes chances de contenir également du millepertuis élégant (*Hypericum pulchrum* L.), de la callune (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) ou du polytric élégant (*Polytrichum formosum* Hedw.). Ces associations de plantes sont à la base de la phytosociologie.

Par ailleurs, comme les plantes se rencontrent ensemble en raison des conditions de milieu (engorgement ou sécheresse des sols, richesse ou pauvreté en éléments minéraux, humidité, sécheresse ou froideur du climat...), il est possible de les utiliser comme des indicateurs biologiques qui donnent des informations sur le milieu. Les forestiers utilisent notamment ces informations pour définir les potentialités des parcelles forestières dont ils ont la gestion.

Flore et espèces indicatrices

Caractère indicateur et groupes écologiques

La présence d'une plante dépend de nombreux facteurs. Parmi eux, le climat intervient à divers niveaux. Certaines plantes poussent en montagne, d'autres en plaine. Le climat joue parfois un rôle à une autre échelle. Par exemple, l'actée en épi (*Actea spicata* L.) se rencontre parfois en Montagne de Reims mais essentiellement en versant nord, frais et ombragé. Cette plante est dite *hygrosciaphile* (il lui faut un mésoclimat frais et une bonne humidité atmosphérique).

La nature du matériau intervient également. Certaines espèces apprécient les sols caillouteux, d'autres non. La texture du sol détermine aussi la distribution des plantes. Par exemple, l'atriche ondulée (*Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv.) se rencontre préférentiellement sur les sols à dominante limoneuse en surface.

En forêt, l'éclairement arrivant au sol peut varier fortement en fonction du couvert plus ou moins dense formé par les arbres. Certaines plantes dites de lumière ne se rencontrent que dans les trouées ou en lisière (par exemple, l'épilobe en épi [*Epilobium angustifolium* L.]). D'autres dites d'ombre ont en revanche besoin d'un couvert forestier assez dense, à l'instar de la fougère femelle (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth.).

Parmi les nombreux paramètres qui influent sur la distribution des plantes, deux sont souvent privilégiés. Il s'agit de l'acidité du sol et de son niveau d'humidité, voire d'engorgement. En effet, ces deux facteurs sont prépondérants ; ils influencent fortement la présence ou l'absence de la plupart des plantes.

L'acidité, traduite par le pH, est généralement liée à la disponibilité en nutriments du sol. Ainsi, un sol neutre aura une plus grande réserve en minéraux (azote, potassium, phosphore...) dont les plantes ont besoin. Les sols à pH neutre sont

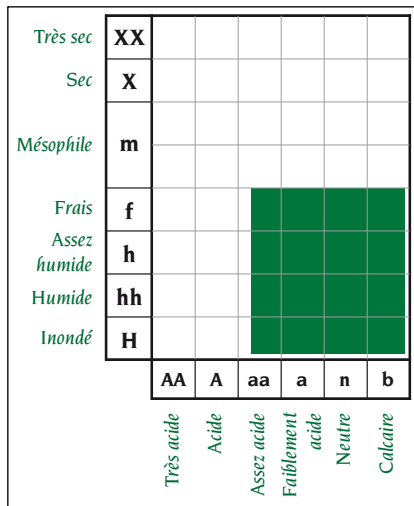


Figure 1. Écogramme de la reine des prés (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) d'après la Flore forestière française (Rameau et al., 1989). La reine des prés pousse dans les milieux assez riches en éléments minéraux (humus eumull à oligomull, ou hydromull) de pH basique à modérément acide. Il lui faut des sols frais à engorgés.

généralement fertiles. Ceux à pH acide ne le sont pas. Les sols carbonatés (à pH supérieur à 7) sont particuliers car s'ils peuvent contenir beaucoup d'éléments minéraux, ceux-ci ne sont pas facilement disponibles pour certains végétaux (on parle d'espèces calcifuges).

En ce qui concerne le niveau hydrique, il peut varier de manière continue depuis des sols très secs à des sols engorgés en permanence. Afin d'avoir une vision globale et conjointe du niveau de l'acidité et du niveau hydrique, il est possible de construire un *écogramme* (figure 1). Cette représentation

schématique donne rapidement le positionnement écologique de la plante.

La connaissance du comportement des différentes plantes permet de regrouper celles ayant des exigences communes (tableau 3) en *groupes écologiques*. Par exemple, le groupe des hyperacidiphiles réunit des plantes qui se contentent de sols acides contenant très peu d'éléments nutritifs. Les mésohygrophiles trouvent leur optimum sur des sols temporairement engorgés, restant frais l'été. Pour qu'une plante soit une bonne indicatrice, il faut généralement que son spectre écologique soit étroit, au moins sur un critère donné. Une espèce comme le bouleau verruqueux (*Betula pendula* Roth) qui pousse sur des sols extrêmement variés (des plus secs aux plus humides et des plus acides à ceux carbonatés) n'a pas de caractère indicateur en ce qui concerne les niveaux trophiques et hydriques. On utilise généralement un groupe de plantes plutôt qu'une seule, ce qui permet de réduire certains aléas (plante accidentelle, erreur d'identification...).

Les formes d'humus et la richesse minérale des sols

Chaque automne, les feuilles tombent et se déposent sur le sol. Elles y forment avec des brindilles, des écales de bourgeons, des cupu-

Groupes écologiques et gestion forestière

La connaissance des groupes écologiques est utilisée par les forestiers pour déterminer les caractéristiques d'une parcelle. En effet, l'inventaire des groupes écologiques présents ainsi que l'analyse du milieu (topographie, sol, exposition) permettent de définir la station forestière. Chaque station forestière possède des potentialités propres et leur connaissance permet de choisir les arbres à implanter ou à favoriser.

les... une couche d'épaisseur variable qui va se décomposer et se minéraliser plus ou moins rapidement. La vitesse de minéralisation et donc la forme d'humus qui en résulte dépendent de nombreux facteurs. Les principaux sont (Jabiol et al., 1995) :

- le climat général (humidité, température du sol) ;
- l'oxygénation du sol ;
- l'acidité du sol ;
- l'éclairement ;
- la nature des litières.

Ainsi, les climats froids réduisent l'activité biologique du sol et donc la minéralisation de la matière organique. Les sols engorgés limitent l'oxygénation et défavorisent la minéralisation (formation de tourbe dans les cas extrêmes). Plus le sol est acide, moins les décomposeurs sont présents ou efficaces et plus

Horizons holorganiques (O)		Horizons organo-minéraux (A) et transition O-A		
Complexes argilo-humiques		abondants		rares ou absents
Passage entre les horizons holorganiques et les horizons minéraux		Discontinuité entre O et A		Passage progressif entre O et A
Structure de l'horizon A		Biomacrostructuré (structure grumeleuse)		Horizon A de juxtaposition
Famille d'humus		Mull		Moder
Présence de OL ou de OL et (OF)	(Oln)	Eumull		
	OLn (Olv)	Mesomull		
	OLn, OLv et (OF)	Oligomull		
OL et OF		Dysmull		Hémimoder
OL, OF et OH ou (OH)		Amphimull		Eumoder (OH<1cm) Dysmoder (OH>1cm)
				Mor

Tableau 1. Principales références de formes d'humus aérées forestières (adapté d'après Jabiol et al., 1995). Les horizons holorganiques sont composés essentiellement de matière organique. Celle-ci est plus ou moins transformée (voir photo 1). Les horizons organo-minéraux contiennent un mélange de matière organique et de matière minérale. L'amphimull est cité dans ce tableau, mais cette forme d'humus n'a pas été signalée en Argonne.

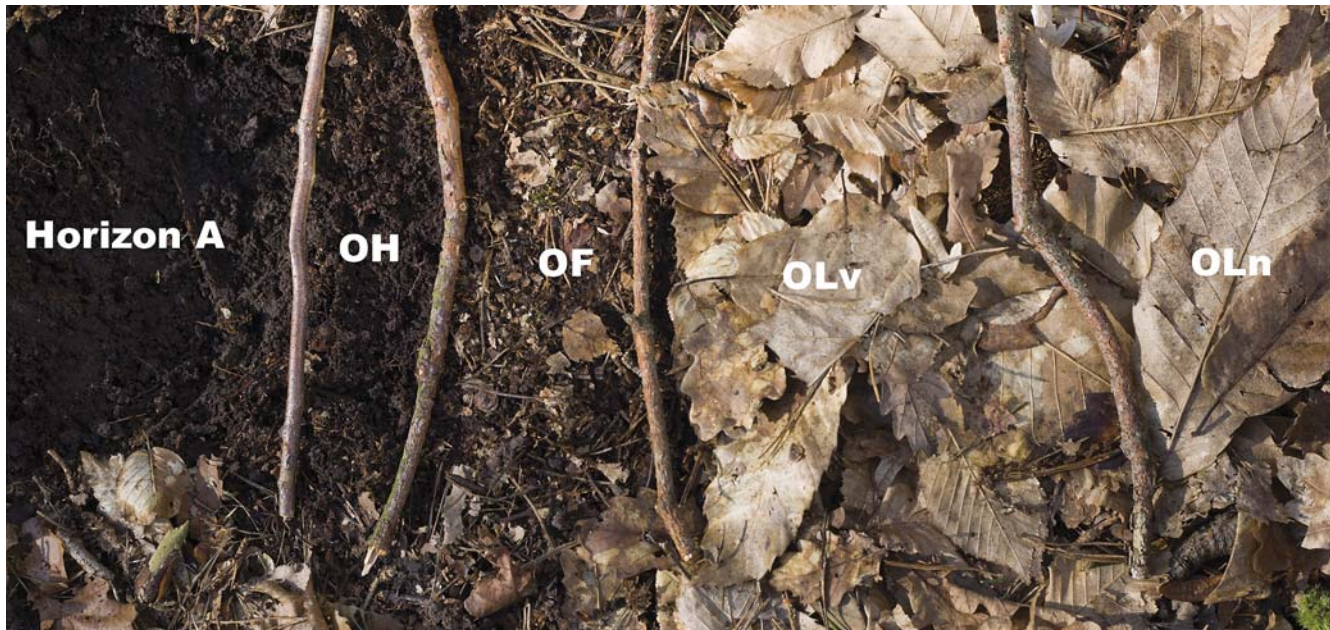


Photo 1. Découpage progressif d'un humus épais (dysmoder). De droite à gauche, il est possible de visualiser la litière neuve (OLn) composée de feuilles peu transformées, libres entre elles, puis la litière vieillie (OLv) de feuilles blanchies, partiellement transformées et collées en paquets. Dessous se trouve une couche de feuilles et de débris organiques fragmentés (OF), puis vient l'horizon OH composé de matière organique fine. La transition entre l'horizon OH et l'horizon A (ici à texture sableuse et riche en cailloux de gaize) est progressive. Photo Sylvain Gaudin.

la matière organique s'accumule. Certaines essences comme le frêne (*Fraxinus excelsior* L.) produisent des litières à rapport carbone sur azote bas qui se minéralisent rapidement, contrairement à celle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) ou de l'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst.).

Selon les couches organiques présentes à la surface du sol et le premier horizon du sol, il est possible de déterminer la forme d'hu-

mus présente (tableau 1). Elle va de l'eumull, humus très peu épais où seules des feuilles de l'année sont présentes au-dessus de la terre, jusqu'au mor qui est composé de feuilles de l'année, de feuilles des années précédentes blanchies et collées entre elles, de feuilles fragmentées et d'une couche de matière organique fine épaisse (les différentes couches sont présentées dans leur ordre d'appari-

tion et sommairement décrites sur la photo 1).

En plaine et hors des milieux engorgés, il est possible de mettre en relation l'acidité de l'horizon supérieur du sol avec la forme d'humus (figure 2). Au même titre que la flore, la forme d'humus constitue un indicateur de l'acidité du sol. Il n'y a pas de correspondance parfaite entre forme d'humus et pH du premier horizon du sol (Jabiol, 2007).

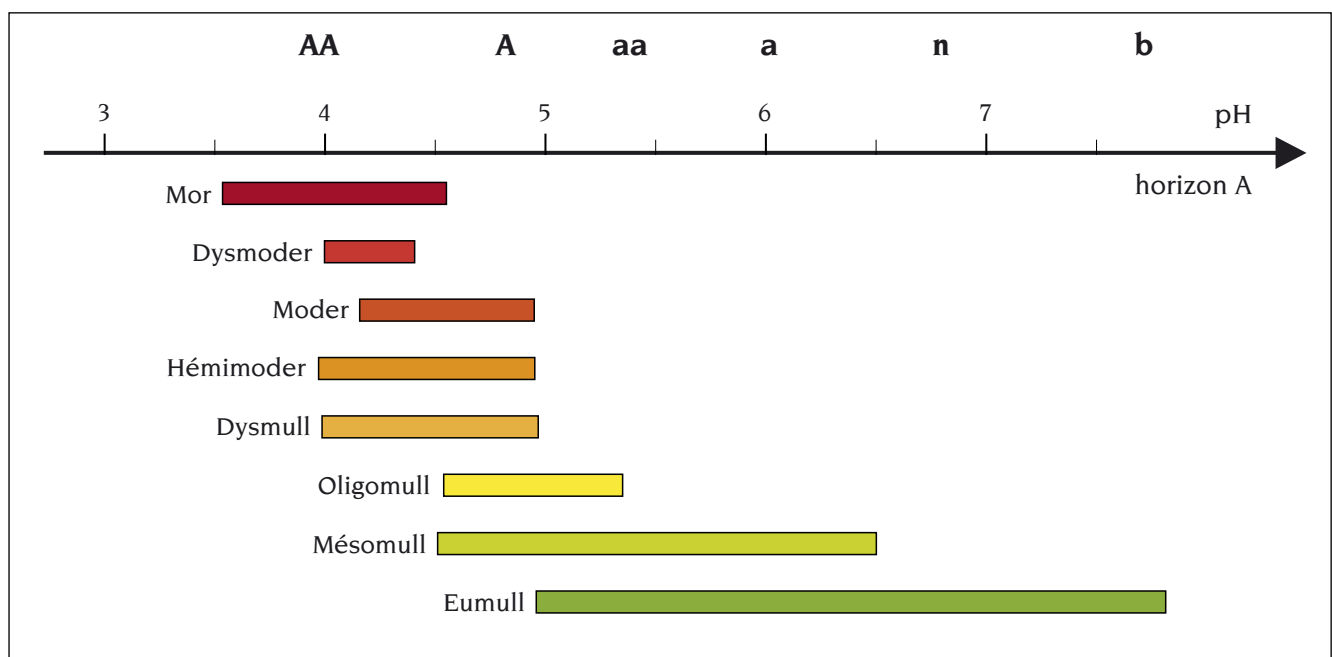


Figure 2. Plage de pH de l'horizon A pour les différentes formes d'humus. Ces données ne sont pas globales et ne servent qu'à donner un ordre de grandeur. Elles proviennent d'analyses de sols réalisées pour l'élaboration de catalogues des stations en Argonne (Muller et al., 1993) et en Brie champenoise (Bailly, 1992). Elles semblent cohérentes avec des résultats obtenus au niveau national (Jabiol, 2007). Les lettres utilisées sur l'axe d'acidité de l'écogramme ont été remplacées sommairement afin de faire le lien avec celui-ci (voir figure 1).

Quelques constatations en Argonne

La conception du Guide des stations forestières de l'Argonne a été réalisée à partir d'un nombre important de relevés phytoécologiques (près de 400) (Perrier *et al.*, 2007). Un extrait des données récoltées est fourni dans le tableau 2. Il est apparu que la flore présente sur certains relevés était beaucoup plus hétéroclite qu'à l'ordinaire. En effet, dans un contexte donné, les groupes écologiques présents sont plus ou moins nombreux mais surtout en cohérence avec les conditions de milieu. Par exemple, le relevé GD94 est réalisé sur une station au sol pauvre. Seules des espèces hyperacidiphiles, acidiphiles voire acidiclinales sont présentes.

Or en Argonne, des relevés associant des humus qui n'étaient pas en cohérence avec la flore ont été réalisés. Par exemple, le relevé GD90 montre l'absence d'espèces hyperacidiphiles et la grande rareté d'espèces acidiphiles sur un humus de type dysmoder. En revanche, des espèces neutrophiles, voire des milieux riches et frais ont été recensées ! Il y a donc en quelque sorte un décalage entre les niveaux d'acidité traduits par la flore et ceux traduits par l'humus. Dans le cas du relevé GD90, la flore présente transcrit une richesse minérale

plus grande que celle de la station sur laquelle elle est présente. Un phénomène analogue est constaté sur le relevé GD93 : des plantes neutrocalcicoles sont rencontrées sur une station acide à hémimoder (reposant sur de la gaize).

À l'opposé, le relevé GD16 montre le cas de plantes acidiclinales, voire acidiphiles sur un humus de type eumull, alors que les groupes des neutroclines, neutronitroclines et hygroneutronitrophiles d'ordinaire présents, sont absents ou très faiblement représentés. Le décalage se fait donc dans ce cas en sens inverse (flore oligotrophe sur une station riche).

Ainsi, pour une même forme d'humus, il est possible d'avoir des flores plus hétéroclites qu'usuellement en ce qui concerne l'acidité du sol. Les relevés LS02 et GD51 réalisés tous les deux sur oligomull présentent par exemple des flores très différentes.

La lecture des relevés s'est également faite transversalement. Par exemple, la ficaire fausse renoncule (*Ranunculus ficaria* L.) est une plante typique des milieux riches et frais. Elle n'est annoncée que sur eumull ou mésomull (Rameau *et al.*, 1989). Le profil écologique obtenu à partir de l'ensemble des relevés d'Argonne (figure 3) montre que dans cette région, elle est présente bien au-delà de ces humus riches (elle a

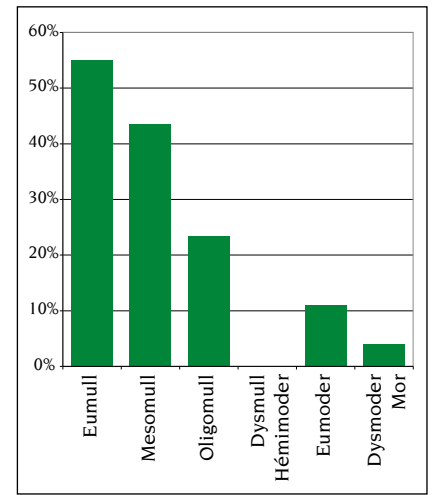


Figure 3. Profil écologique de la ficaire en Argonne. Sa fréquence d'apparition a été corrigée en fonction de celle des formes d'humus (ils ne sont pas tous présents en nombre égal).

même été rencontrée sur eumoder et sur dysmoder !), même si c'est là qu'elle est la plus fréquente.

Mise en évidence des décalages observés

Au-delà des premières constatations, il était nécessaire d'essayer de quantifier les singularités. Pour cela des analyses de données spécifiques ont été réalisées.

Préparation des données

Comparaison et filtrage

Il n'est pas facile de tester la cohérence entre la flore et l'humus sans utiliser des références. Pour cela, il a été fait appel à deux sources différentes : la Flore forestière française (Rameau *et al.*, 1989) qui est aussi un guide écologique, et les relevés effectués en Champagne humide pour la réalisation du Guide des stations de cette région naturelle (Milard, 2002). Ces relevés ont été choisis car :

- la Champagne humide est proche de l'Argonne (figure 4), les conditions climatiques y sont comparables ;
- même si les substrats ne sont pas identiques dans ces deux régions, les gammes d'humus y sont très variées ;
- les groupes écologiques construits en Argonne et en Champagne humide sont assez ressemblants (tableau 3) ;



Photo 2. Vue de la végétation de la station GD 93. Le troène (*Ligustrum vulgare* L.) abondant dans le sous-étage côtoie le cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.) et le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum* L.) sur un humus de type hémimoder. Le peuplement est dominé par le chêne sessile et le châtaignier. Photo Sylvain Gaudin.

Relevé	GD94	GD90	GD93	GD16	LS02	GD51
Matériau	Sable sur altérite de gaize	Altérite de gaize	Altérite de gaize	Limon argileux sur argile	Altérite de gaize	Limon de plateau sur altérite de gaize
Humus	Dysmoder	Dysmoder	Hémimoder	Eumull	Oligomull	Oligomull
Topographie	Plateau	Pente forte	Pente forte	Plateau	Haut de versant à pente faible	Haut de versant à pente faible
Exposition	-	Nord	Sud	-	Sud-est	sud-sud ouest
Peuplement	Réserve de chêne sessile Taillis de châtaignier, hêtre, bouleau et sorbier	Réserve de chênes, tilleul, bouleau Taillis et sous-étage de charme, érable sycomore, érable plane	Réserve de chêne sessile Taillis de châtaignier, charme et hêtre	Futaie de frêne, tilleul, aulne glutineux, chêne pédonculé et robinier	Réserve de chêne sessile, hêtre et érable sycomore Taillis de charme, bouleau et noisetier	Réserve de chêne, frêne, bouleau et merisier Taillis de charme et frêne
1	<i>Frangula alnus</i> Mill	X				
	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	X			X	
	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	X			X	
	<i>Carex pilulifera</i> L.	X			X	
	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	X				
2	<i>Lonicera periclymenum</i> L.	X	X	X		X
	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	X				
	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	X				X
	<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaud.	X				
	<i>Hypericum pulchrum</i> L.					X
	<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	X			X	X
3	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.		X	X	X	
	<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A.Gray				X	
	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth				X	
	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott		X	X		X
	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Villar) H. P. Fuchs	X			X	
	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.			X		
	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.		X			
4	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.		X	X		X
	<i>Festuca heterophylla</i> Lam.		X			
	<i>Fragaria vesca</i> L.					X
	<i>Carex sylvatica</i> Huds.				X	X
	<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.		X			
	<i>Milium effusum</i> L.					X
	<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke		X			
5	<i>Geum urbanum</i> L.					X
	<i>Arum maculatum</i> L.				X	
6	<i>Geranium robertianum</i> L.		X			
	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.		X			
7	<i>Cornus sanguinea</i> L.			X		
	<i>Ligustrum vulgare</i> L.			X		X

Tableau 2. Extrait des relevés phytocologiques réalisés en Argonne. Les plantes sont classées en groupes écologiques dans ce tableau : 1-hyperacidiphile, 2-acidiphile, 3-acidicline, 4-neutrophile, 5-neutronitrocline, 6-hygroneutronitrophile, 7-neutrocalcicole (cf. tableau 4).

– lors de la construction du Guide de Champagne humide, il n'a pas été constaté de décalage entre la flore et l'humus et cette région peut donc servir de référence. Les relevés réalisés en Argonne ont été filtrés. Ceux qui présentaient trop d'imprécisions ou qui étaient incomplets ont été mis de côté. Par ailleurs, les humus des

milieux humides (hydromull, hydromoder, tourbe...) n'ont pas été retenus. Cela permettait de rester uniquement sur un axe d'acidité sans que l'humidité ou l'engorgement des sols interfère. De même, un tri a été réalisé dans les données de Champagne humide. En plus des humus des milieux humides, les humus carbonatés (eumull

carbonaté et mésomull carbonaté) ont été éliminés car ils n'ont pas de pendant en Argonne.

Les effectifs des dysmulls, hémimoders et mors étant faibles dans ces deux régions, il a été procédé à des regroupements. Les dysmulls et les hémimoders ont été regroupés ensemble. Les mors ont été regroupés avec les dysmoders. Le

	Eumull	Mésomull	Oligomull	Dysmull Hémimoder	Eumoder	Dysmoder Mor	Total
Champagne humide	32	48	30	19	21	24	174
Argonne	52	52	58	56	55	74	347

Tableau 3. Répartition des formes d'humus dans les relevés des deux régions naturelles.

tableau 3 donne la fréquence de chaque forme d'humus par région naturelle.

Flore analysée

Le tableau 4 donne la liste des plantes qui ont servi dans les analyses. Ces quatre-vingts taxons sont les plantes indicatrices utilisées à la fois en Argonne et en Champagne humide. Leur classement en groupes écologiques est assez voisin. Les différences proviennent peut-être d'un comportement écologique différent d'une région naturelle à l'autre (mais les décalages entre la flore et l'humus ont pu fausser les analyses qui ont présidé à la

création des groupes écologiques). Par ailleurs, il n'existe pas de groupe de calcariques en Argonne d'où le regroupement de deux plantes classées ainsi en Champagne humide parmi les neutrocalcicoles d'Argonne.

Certaines plantes sont toujours à la frontière entre deux groupes écologiques (par exemple, le chèvrefeuille des bois [*Lonicera periclymenum* L.]). Ainsi, d'un document à l'autre, il peut basculer du groupe des acidiphiles à celui des acidoclines.

Le pH indiqué correspond à une valeur indicatrice fournie par une base de données (Gégout *et al.*,

2005). En effet, l'analyse conjointe du sol et de la végétation sur un grand nombre de relevés a permis de construire une base de données écologique (EcoPlant) et ainsi de produire des valeurs moyennes de pH, mais aussi d'autres paramètres édaphiques ou climatiques.

Profils écologiques

Les profils indiquent, pour chacune des deux régions naturelles, la fréquence relative (en %) de chaque plante selon les différentes formes d'humus. Ils peuvent être comparés entre eux et à la référence que constituent les écogrammes de la Flore forestière française (figure 5). Afin d'obtenir des comparaisons suffisamment fiables, les plantes retenues devaient :

- ne pas poser trop de problèmes d'identification ou de confusion avec un autre taxon ;
- être présentes de manière significative dans les deux régions naturelles afin de limiter les effets du hasard dans les profils construits ;
- avoir un caractère indicateur suffisamment marqué (une plante à large spectre ne convient pas).

La mnie ondulée (*Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T. Kop.) est, d'après la Flore forestière française (Rameau *et al.*, 1989), une espèce neutro-nitrophile hygrocline. Ainsi, elle se rencontre dans les milieux riches chimiquement, frais à humides. Les humus sur lesquels elle est censée être présente vont du mull calcique au mull mésotrophe. En Champagne humide, le profil de cette plante correspond globalement à celui annoncé : elle y est présente très majoritairement sur eumull ou sur mésomull. En revanche, en Argonne, bien que la mnie soit présente essentiellement sur humus riche, elle peut être rencontrée également sur des humus acides, voire très acides (eumoder, dysmoder et mor!).

L'épiaire des bois (*Stachys sylvatica* L.) a un comportement écologique comparable à celui de la mnie ondulée. Ce comportement est retrouvé en Champagne humide, mais il est un peu différent en Ar-

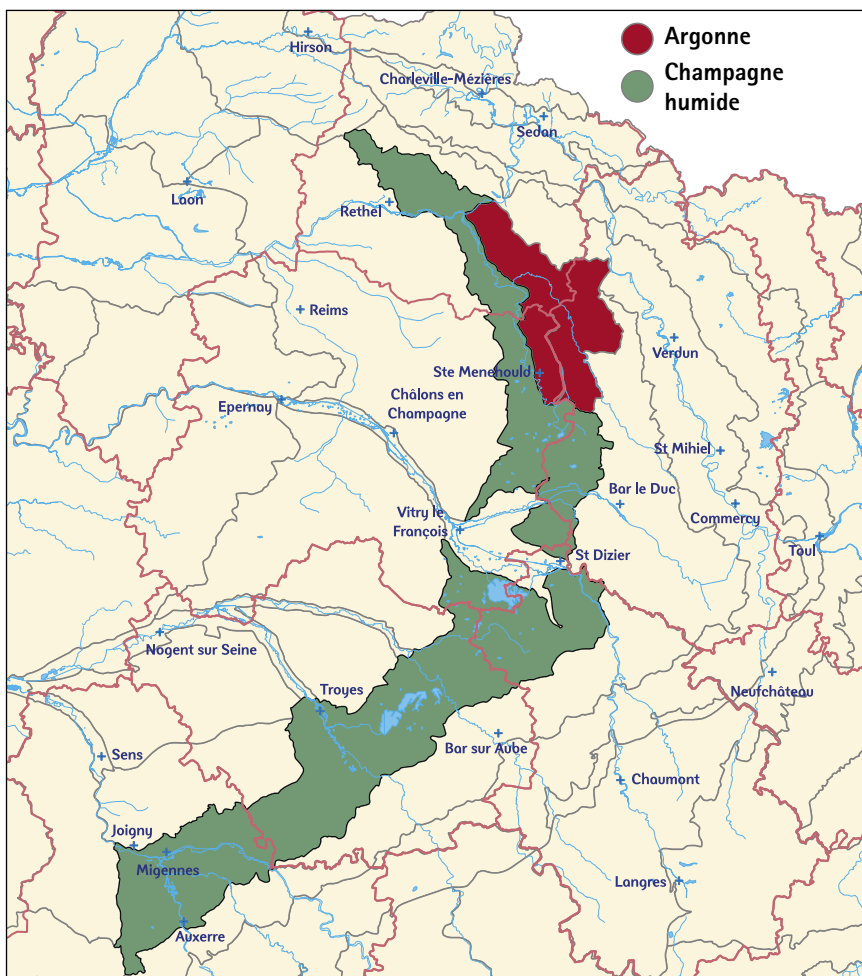


Figure 4. Carte de localisation de l'Argonne et de la Champagne humide. Régions forestières de l'Inventaire forestier national.

Nom vernaculaire	Nom latin	Argonne	Champagne humide	pH
Bourdaine	<i>Frangula alnus</i> Mill	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Callune	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,3
Canche flexueuse	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Dicrane en balai	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Laîche à pilules	<i>Carex pilulifera</i> L.	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	4,2
Leucobryum glauque	<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Mélampyre des prés	<i>Melampyrum pratense</i> L.	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Molinie bleue	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	Hyperacidiphile	Hyperacidiphile	3,0
Chèvrefeuille des bois	<i>Lonicera periclymenum</i> L.	Acidiphile	Acidicline	4,5
Fougère aigle	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	Acidiphile	Acidiphile	3,0
Germandrée scorodaine	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	Acidiphile	Acidiphile	4,7
Houx	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Acidiphile	Acidiphile	3,9
Luzule des bois	<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaud.	Acidiphile	Acidiphile	3,0
Millepertuis élégant	<i>Hypericum pulchrum</i> L.	Acidiphile	Acidiphile	4,8
Néflier	<i>Mespilus germanica</i> L.	Acidiphile	Acidiphile	4,8
Polytric élégant	<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	Acidiphile	Acidiphile	3,0
Atrichie ondulée	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Acidicline	Acidicline	5,2
Canche cespiteuse	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	Acidicline	Acidicline	5,8
Fougère femelle	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Acidicline	Acidicline	5,1
Fougère mâle	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Acidicline	Neutrophile	5,6
Fougère spinuleuse	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Villar) H. P. Fuchs	Acidicline	Acidicline	3,0
Galéopsis tétrahit	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	Acidicline	Acidicline	5,0
Luzule poilue	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	Acidicline	Acidicline	5,4
Oxalide petite oseille	<i>Oxalis acetosella</i> L.	Acidicline	Acidicline	3,0
Scrophulaire noueuse	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	Acidicline	Acidicline	6,1
Véronique officinale	<i>Veronica officinalis</i> L.	Acidicline	Acidicline	5,7
Aspérule odorante	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	Neutrophile	Neutrophile	6,4
Brachypode des bois	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	Neutrophile	Neutrocalcicole	7,0
Circée de Paris	<i>Circaea lutetiana</i> L.	Neutrophile	Neutrophile	6,4
Euphorbe des bois	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	Neutrophile	Neutrophile	6,6
Fissident à feuilles d'if	<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	Neutrophile	Neutronitrocline	6,2
Fraisier sauvage	<i>Fragaria vesca</i> L.	Neutrophile	Neutrophile	6,6
Laîche des bois	<i>Carex sylvatica</i> Huds.	Neutrophile	Neutrophile	6,4
Lamier jaune	<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.	Neutrophile	Neutronitrocline	6,3
Mélique uniflore	<i>Melica uniflora</i> Retz.	Neutrophile	Neutrophile	6,2
Millet diffus	<i>Milium effusum</i> L.	Neutrophile	Acidicline	5,7
Potentille faux fraisier	<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	Neutrophile	Neutrophile	6,2
Sceau de Salomon multiflore	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	Neutrophile	Neutrophile	6,5
Stellaire holostée	<i>Stellaria holostea</i> L.	Neutrophile	Neutrophile	5,5
Benoîte des villes	<i>Geum urbanum</i> L.	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,7
Bugle rampante	<i>Ajuga reptans</i> L.	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,2
Épiaire des bois	<i>Stachys sylvatica</i> L.	Neutronitrocline	Hygroneutronitrophile	6,9
Gouet tacheté	<i>Arum maculatum</i> L.	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,9
Ornithogale des Pyrénées	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,8
Parisette	<i>Paris quadrifolia</i> L.	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,8
Primevère élevée	<i>Primula elatior</i> (L.) Hill	Neutronitrocline	Neutronitrocline	6,3
Renoncule tête d'or	<i>Ranunculus auricomus</i> L.	Neutronitrocline	Hygroneutronitrophile	6,6
Ail des ours	<i>Allium ursinum</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	7,6
Alliaire officinale	<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,6
Cardamine des prés	<i>Cardamine pratensis</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,2
Ficaire fausse renoncule	<i>Ranunculus ficaria</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,5
Gaillet gratteron	<i>Galium aparine</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,6
Gléchome	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,6
Groseillier rouge	<i>Ribes rubrum</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,8
Herbe à Robert	<i>Geranium robertianum</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,5
Mnie ondulée	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,3
Moschatelline	<i>Adoxa moschatellina</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,5
Ortie dioïque	<i>Urtica dioica</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	6,7
Sureau noir	<i>Sambucus nigra</i> L.	Hygroneutronitrophile	Hygroneutronitrophile	8,1
Camerisier à balais	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	Neutrocalcicole	Neutrocalcicole	7,5
Clématite vigne blanche	<i>Clematis vitalba</i> L.	Neutrocalcicole	Calcaricole	8,5

Cornouiller sanguin	<i>Cornus sanguinea</i> L.	Neutrocalcicole	Neutrocalcicole	7,5
Fusain	<i>Euonymus europaeus</i> L.	Neutrocalcicole	Neutrocalcicole	7,3
Prunellier	<i>Prunus spinosa</i> L.	Neutrocalcicole	Neutrocalcicole	7,0
Troène	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Neutrocalcicole	Neutrocalcicole	7,3
Viorne lantane	<i>Viburnum lantana</i> L.	Neutrocalcicole	Calcaricole	8,4
Angélique des bois	<i>Angelica sylvestris</i> L.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	6,6
Cirse des maraîchers	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	7,2
Eupatoire chanvrine	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	7,2
Gaillet palustre	<i>Galium palustre</i> L.	Mésohygrophile	Hygrophile	5,9
Laîche des marais	<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	8,3
Laîche espacée	<i>Carex remota</i> L.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	5,8
Laîche penchée	<i>Carex pendula</i> Huds.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	6,3
Oseille sanguine	<i>Rumex sanguineus</i> L.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	6,2
Reine des prés	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	6,5
Renoncule rampante	<i>Ranunculus repens</i> L.	Mésohygrophile	Mésohygrophile	6,3
Valériane off. rampante	<i>Valeriana repens</i> Host	Mésohygrophile	Mésohygrophile	5,9
Iris faux acore	<i>Iris pseudacorus</i> L.	Hygrophile	Hygrophile	6,6
Lysimachie vulgaire	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Hygrophile	Hygrophile	6,2
Populage des marais	<i>Caltha palustris</i> L.	Hygrophile	Hygrophile	6,3

Tableau 4. Liste des plantes communes à la Champagne humide et à l'Argonne utilisées dans les groupes écologiques. La valeur de pH correspond au pH moyen des sols sur lesquels la plante est rencontrée (valeur indicatrice, Gégout, 2001 et Gégout et al., 2005).

gonne. Si la plage d'humus possible y est moins extrême que pour la mnie, il y a un léger décalage vers les dysmulls ou les hémimoders.

Pour d'autres plantes, il n'est pas possible de mettre en évidence un décalage, mais ce sont les fréquences sur certaines formes d'humus qui posent question. Par exemple, le chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum* L.) peut être présent du mésomull jusqu'au mor, même si son domaine de forte fréquence se situe de l'oligomull à l'eumoder (Rameau et al., 1989). En Argonne comme en Champagne humide, il apparaît exceptionnellement sur eumull. Par ailleurs, sa fréquence sur oligomull diffère entre les deux régions. Il y est rare en Argonne alors qu'il y est fréquent en Champagne humide. La fréquence plus élevée sur mésomull que sur oligomull en Argonne n'a pas d'explication évidente.

Le cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.) est un arbuste qui s'implante d'ordinaire sur les humus allant de l'eumull calcique au mésomull, voire à l'oligomull. Le profil établi pour la Champagne humide est ici tronqué car les humus calciques ou carbonatés (sur lesquels il était courant) ont été filtrés pour pouvoir effectuer des comparaisons avec l'Argonne où ils n'existent pas. La présence sur dysmoder est également à relativiser. Il s'agit en effet

d'un relevé effectué en Champagne humide, mais très proche de l'Argonne, dans la zone de transition progressive qui s'étend entre ces deux régions naturelles (figure 4). Au sud et à l'ouest de l'Argonne, la zone de transition porte parfois des stations typiques de Champagne humide ou d'autres typiques de l'Argonne (Milard, 2002 ; Perrier, et al., 2007). Le doute existe donc pour ce relevé.

Abstraction faite de ce relevé, la figure 5 montre qu'il y a en Argonne un glissement du profil du cornouiller sanguin vers les humus plus acides (oligomull et dysmull, voire hémimoder).

Les quatre espèces présentées en figure 5 illustrent certaines surprises constatées par les opérateurs lors de la réalisation des relevés en Argonne. Si parfois la flore réagit de manière orthodoxe, ce n'est pas systématiquement le cas.

Correspondance entre forme d'humus et pH annoncé par la flore

Le traitement au cas par cas de chaque plante par la réalisation de profils écologiques est possible, mais laborieux. De plus, il permet difficilement de dégager des tendances générales. Ainsi, il a été décidé de caractériser chaque relevé par le pH moyen indiqué par la flo-

re. Les données présentes dans le tableau 4 permettent en effet pour chaque relevé de faire une moyenne de pH en fonction des plantes présentes et de l'attribuer au relevé. Par exemple, le calcul du pH déduit de la flore donne 3,9 pour le relevé LS02 et 6,4 pour le relevé GD51 (ces deux relevés sont présentés dans le tableau 2). Ces valeurs moyennes traduisent bien les différences constatées entre ces deux relevés, les plantes du premier étant nettement plus acidiphiles que celles du second.

Le calcul du pH indiqué par la flore ayant été effectué pour chaque relevé, il est possible de visualiser les valeurs prises pour chaque forme d'humus (figure 7). De manière générale, la hiérarchie entre les humus apparaît respectée si l'on s'attache aux valeurs moyennes ou médianes, que ce soit en Argonne ou en Champagne humide. Même si les relevés de l'Argonne sont environ deux fois plus nombreux, il est possible de visualiser des différences entre ces deux régions naturelles. Par exemple, des points extrêmes existent pour l'Argonne. Quatre relevés sur dysmoder ou mor ont un pH flore supérieur à 5,5 alors qu'en Champagne humide, il ne dépasse jamais 4,5. En Argonne, il existe un relevé sur eumull pour lequel le pH annoncé par la flore est de 3 ! Cela signifie que la végé-

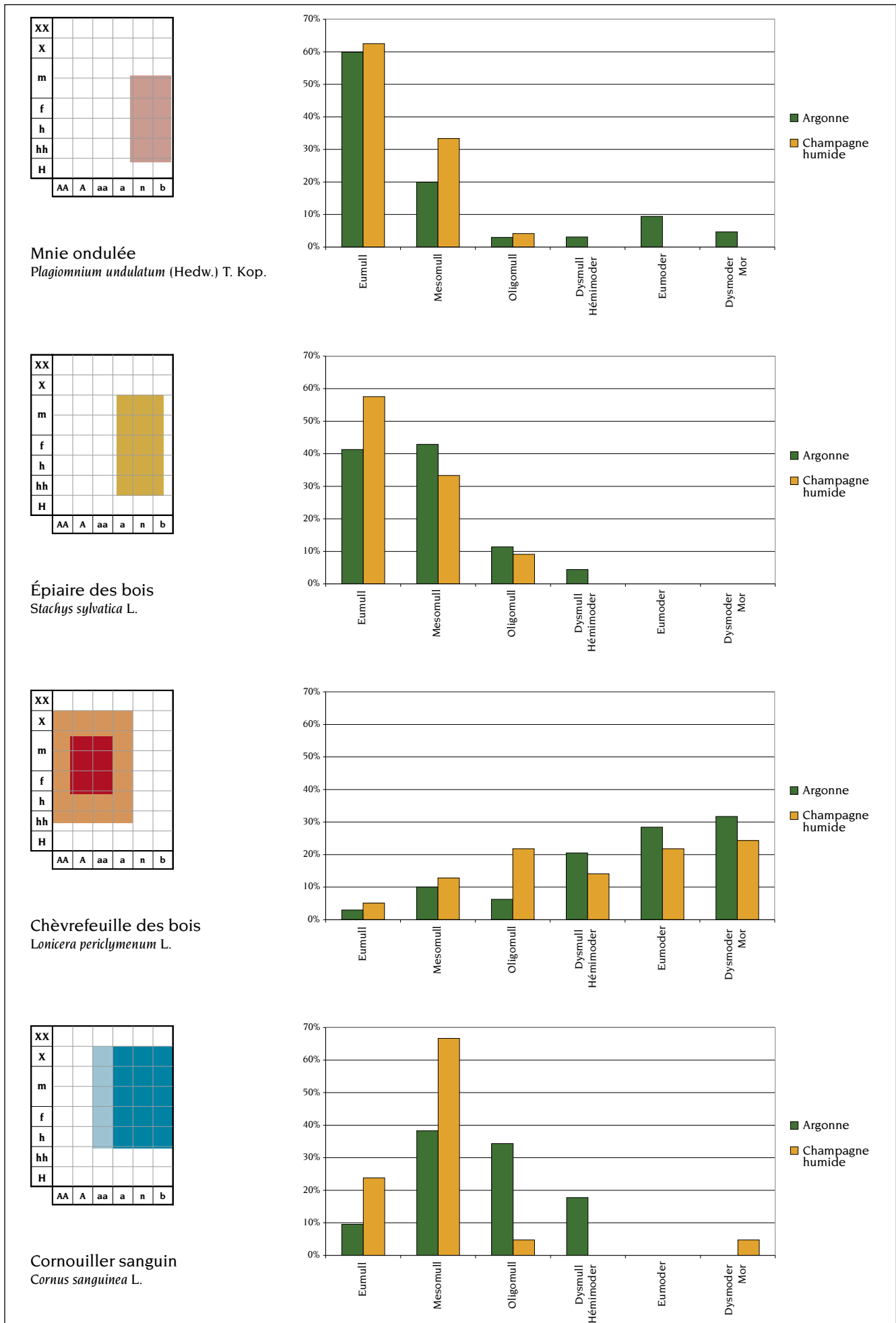


Figure 5. Profils écologiques en Argonne et en Champagne humide de quelques plantes. Les écogrammes de la Flore forestière française (Rameau et al., 1989) servent d'élément de comparaison.

Relations entre flore et pH indiqué par la flore

Le pH moyen du relevé donne une idée du positionnement global de la flore. Il n'est pas nécessairement identique à celui qui serait obtenu par des mesures physiques à partir d'échantillons de sol. Il sert ici d'indicateur pour quantifier les décalages entre la flore et les humus.

L'écart type sur ce pH traduit globalement l'hétérogénéité de la flore sur le relevé. Ainsi, un écart type important est synonyme de la présence de plantes issues de groupes écologiques différents. La figure 6 présente le pH des relevés effectués sur oligomull en Argonne. En général, les écarts types figurés par les barres sont importants. Seuls les relevés aux pH moyens les plus acides ou les plus neutres ont un écart type faible et sont donc relativement homogènes en ce qui concerne le caractère indicateur de la flore.

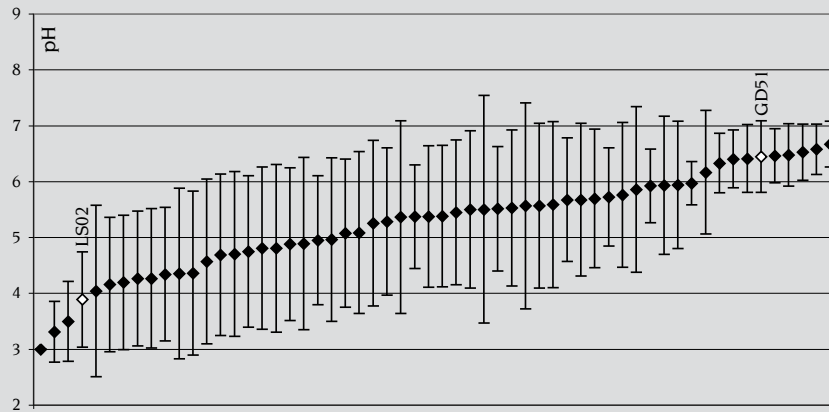


Figure 6. Moyenne et écart type des pH annoncés par la flore sur oligomull en Argonne. Les relevés LS02 et GD51 ont été figurés pour faire le lien avec le tableau 2.

tation y est exclusivement composée d'hyperacidiphiles. Des points extrêmes sont également présents en Champagne humide, sur oligo-

mull ou dysmull-hémimoder notamment.

Si l'on excepte les valeurs extrêmes (figures 7 et 8), les distribu-

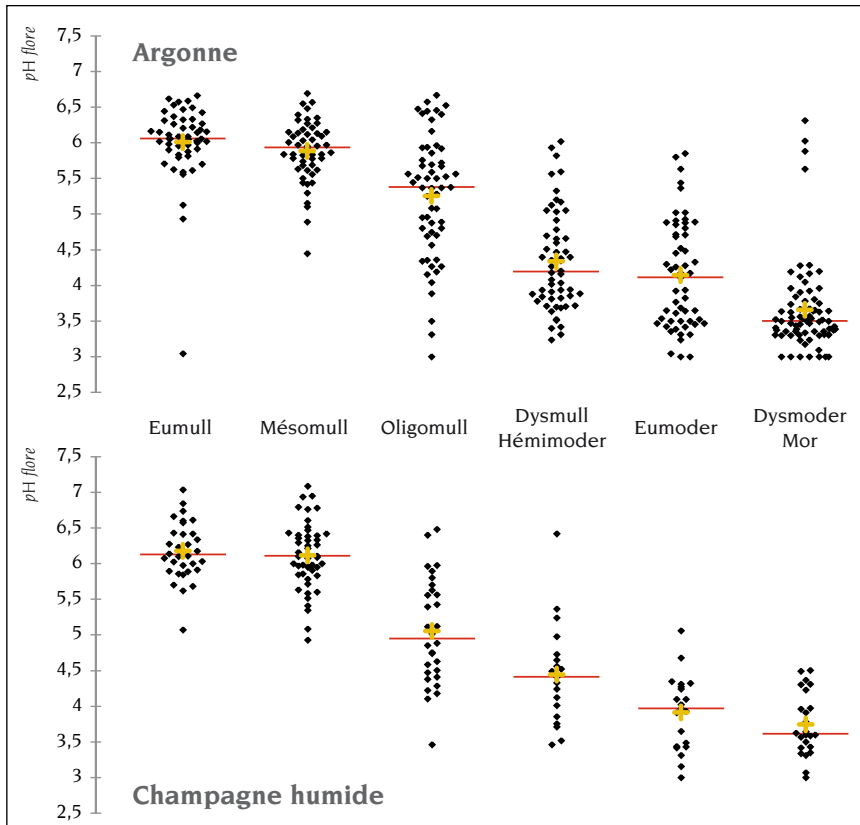


Figure 7. Valeurs du pH indiqué par la flore pour les différentes formes d'humus. L'Argonne est en haut, la Champagne humide en bas. La croix correspond à la moyenne, le trait horizontal à la médiane.

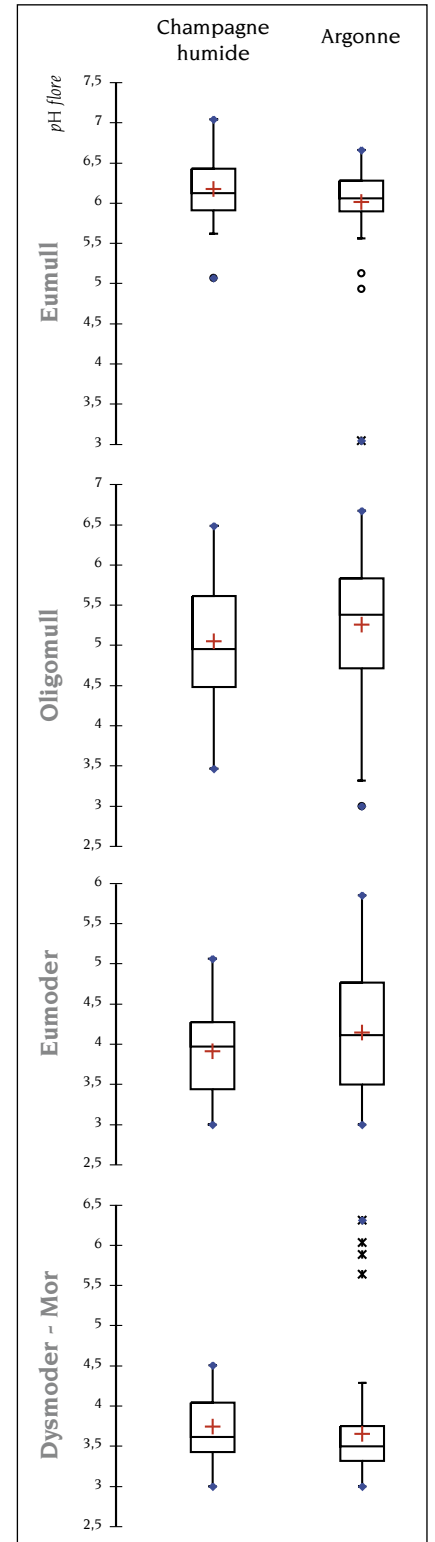


Figure 8. Comparaison des distributions du pH indiqué par la flore pour quatre formes d'humus.

tions des pH sont plus homogènes en Argonne qu'en Champagne humide sur eumull et sur dysmoder-mor. En revanche, les valeurs de pH sont plus dispersées pour l'Argonne sur oligomull ou sur eumoder (il en est de même sur dysmull et hémimoder). La référence à un autre exemple concret, la Champagne humide, permet néanmoins de relativiser les disparités assez for-

tes. Même pour cette région ou la concordance entre humus et caractère indicateur de la flore est jugée normale, il existe parfois une grande diversité écologique des plantes présentes sur un humus donné.

En traduisant ces tendances globales indiquées par le pH moyen à l'aide des relevés floristiques, il est possible d'annoncer :

- qu'il existe en Argonne de manière sporadique des décalages forts entre humus et flore, en particulier sur les humus extrêmes (eumull, dysmoder et mor) ;
- que les plantes indicatrices semblent généralement sur cette région moins liées à leurs gammes d'humus habituelles.

Quelles explications proposer ?

Un effet opérateur ?

Dans la mesure où le Guide des stations de l'Argonne résulte d'un travail commun de plusieurs organismes, les relevés phytoécologiques de terrain ont été réalisés par diverses personnes dont le degré de compétence pouvait varier, même si des sessions de formation et de calibration ont été organisées. Ainsi, comme pour toute étude, les relevés récoltés peuvent comporter des erreurs (déterminations botaniques erronées, problème d'identification des humusⁱ, mauvaise transcription sur la fiche de données, relevé effectué sur une placette trop grande à cheval sur plusieurs milieux, détermination trop ponctuelle de l'humus quand il varie sur la placette...).

Cependant, les erreurs et imprécisions ne peuvent pas à elles seules expliquer les phénomènes : d'une part un filtrage des relevés douteux a été effectué et d'autre part, il n'y a pas de raisons qu'il y ait plus d'erreurs en Argonne qu'en Champagne humide, les deux guides ayant été réalisés de manière analogue. Par ailleurs, dès le début de la phase de terrain, les opérateurs

i – Outre les erreurs de détermination, la possibilité de présence d'amphimulls en Argonne n'a pas été envisagée, peut-être à tort.

ont signalé des problèmes de correspondance entre flore et humus. Pour conclure, il existe sans doute des erreurs dans les relevés, mais elles n'expliquent pas tout.

Incohérences facilement explicables

La distribution des pH par type d'humus montre qu'il existe certains cas extrêmes d'incohérence entre flore et humus (figures 7 et 8). Ceux-ci ont été étudiés en premier. Parfois, une explication possible apparaît à la lecture de la fiche de terrain. Par exemple, le relevé GD03 présente une flore hyperacidiphile (pH flore de 3), sous un peuplement de chêne sessile et de hêtre à couvert faible et sur un versant sud très pentu. Seule une couche de litière neuve discontinue se trouve à la surface du sol. En toute rigueur, il s'agit d'un eumullⁱⁱ. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce fort décalage :

- la forte pente limite les dépôts de matière organique à la surface du sol (l'eau de pluie entraînerait les litières ?) ;
- l'ouverture du peuplement a provoqué une minéralisation rapide des litières.

Cette seconde hypothèse pourrait expliquer d'autres décalages. En effet, l'Argonne a été une région fortement touchée par la tempête de 1999 et certains peuplements ont perdu une partie importante de leur couvert.

Dans d'autres cas (relevé GD73), le très faible nombre de plantes (en l'occurrence 3, deux acidiphiles et une neutrophile) explique un pH annoncé par la flore bas (4,4) sur un mésomull. Il ne s'agit alors que d'un cas particulier de placette à flore très peu présente.

L'apparition de plantes neutrocalcicoles en Argonne sur des stations dont les roches ne sont pas calcai-

ii – L'ouvrage de référence pour la description des humus lors des relevés a été la première édition de l'humus sous toutes ses formes (Jabiol et al., 1995). La seconde édition (Jabiol et al., 2007) traite désormais des formes d'humus sans matière minérale fine (peyromull, peyromoder, etc.). Son utilisation aurait peut-être amélioré le diagnostic de terrain dans les cas semblables à celui du relevé GD03.

res, peut surprendre. Par exemple, le relevé GD93 (tableau 2 et photo 2) illustre ce phénomène. L'explication serait la variabilité de composition chimique de la gaize qui peut contenir parfois du calcium (Laurain, *com. pers.* et Blondeau et Pomerol, 1988).

Il est parfois facile de formuler rapidement des hypothèses tant les relevés sont typés. Il est donc possible que les facteurs explicatifs mis en avant soient également à l'œuvre dans d'autres relevés, sans que cela puisse aisément être mis en évidence. Dans d'autres cas, la lecture des relevés ne permet pas d'entrapercevoir de tendances ou des pistes d'explication.

Analyse conjointe de différents paramètres

Une analyse visuelle rapide des données ainsi que les constatations de terrain ont conduit à sélectionner un certain nombre de paramètres pouvant influencer sur les décalages entre la flore et l'humus. Il s'agit de la topographie, de la texture des sols, de l'ancienneté de l'état boisé et de la présence d'essences apportant de l'azote au niveau du sol (essentiellement l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) dans le cas de l'Argonne).

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances

Dans un premier temps, une analyse factorielle des correspondances multiples a été réalisée (figure 9) sur les relevés réalisés sur oligomull. Cet humus a été étudié en premier car la flore y est très variable (figures 6, 7 et 8), alors que le pH du sol y varie modérément (figure 2).

L'analyse met en relation la présence ou l'absence de chaque groupe écologique, la topographie, la texture principale du sol, la présence ou l'absence de l'aulne et l'historique des points de sondage (présence ancienne de la forêt ou terrain autrefois agricole). L'agencement des groupes écologiques selon l'axe F1 fait penser à un gradient d'acidité. Cela est confirmé

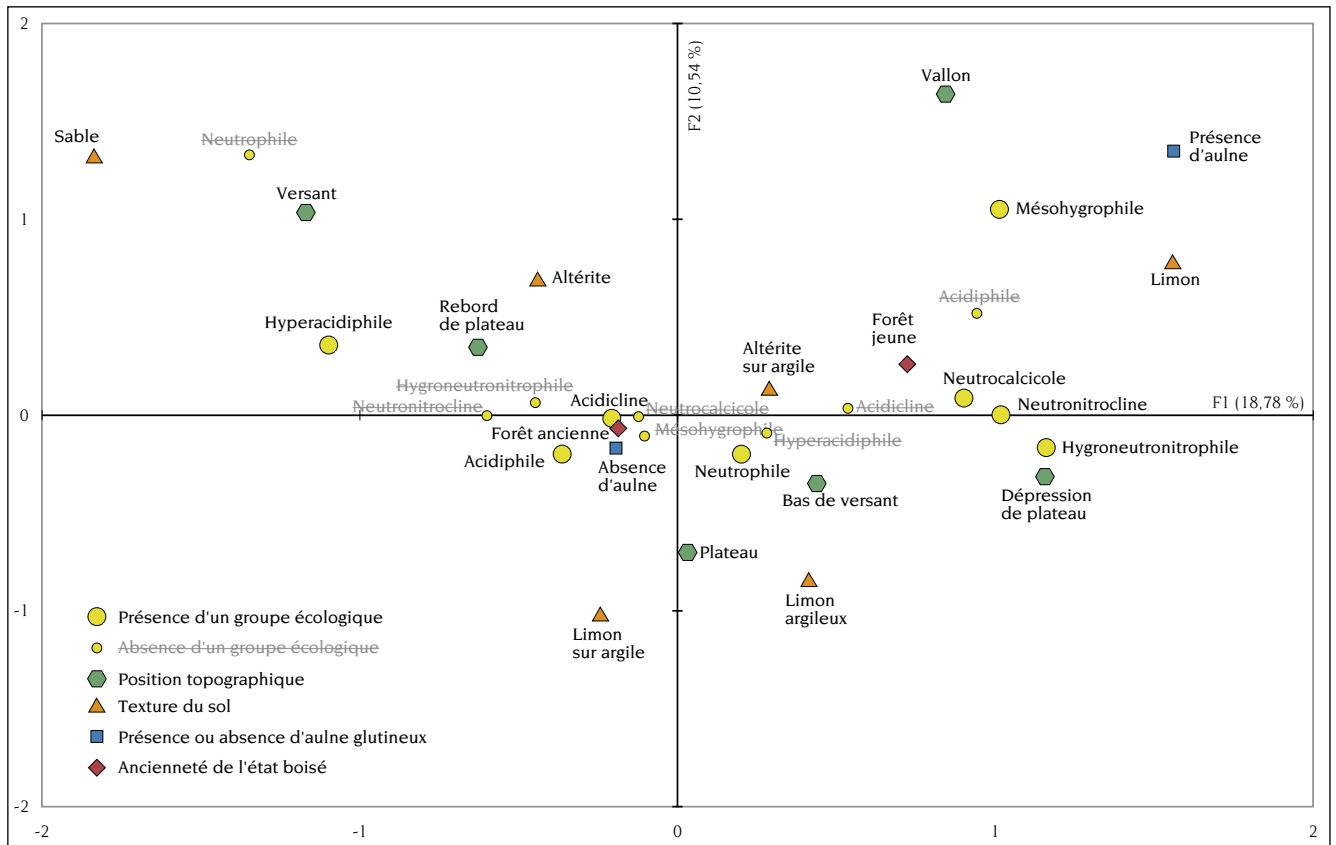


Figure 9. Plan factoriel 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances multiples concernant les relevés sur oligomull.

par une régression linéaire entre les coordonnées factorielles sur l'axe F1 et le pH annoncé par la flore ($R^2 = 0,74$).

Des analyses factorielles analogues ont été réalisées sur d'autres formes d'humus, l'ensemble eumull et mésomull d'une part, et l'ensemble formé par les eumoder, dysmoder et mor d'autre part. Le tableau 5 donne les grandes lignes des observations qu'il est possible de tirer de ces analyses.

Les corrélations entre variables

Les relevés étudiés ont été réalisés dans le but de construire un guide des stations et non dans celui de réaliser une étude sur les décalages entre la flore et l'humus. Ainsi, le plan d'échantillonnage n'est pas équilibré et il peut exister des corrélations entre variables. Une analyse de ces corrélations indique que même si elles ne sont pas nombreuses, elles sont suffisantes pour empêcher de conclure individuellement et de manière certaine sur chaque variable.

Par exemple, sur les trois groupes d'humus étudiés, une corrélation est annoncée entre l'absence d'aune et l'ancienneté de la forêt

(l'aune est très peu fréquent dans les forêts anciennes d'Argonne). Sur oligomull, l'aune est très peu fréquent sur les plateaux. Pour les humus doux (eumull et mésomull), une corrélation semble exister entre la topographie de plateau et les textures de limon sur argile. Sur les humus acides (eumoder et plus acide), il y a généralement une absence d'aune sur les sols à texture limono-sableuse.

En raison de ces corrélations plus ou moins fortes entre variables, seules des tendances seront annoncées. Elles devront être prises avec précaution, tant que des analyses plus probantes n'auront pas été réalisées.

Les tendances constatées

L'influence des matériaux pédologiques

Les descriptions de sol réalisées sur chaque relevé permettent de définir les familles de textures dominantes pour les différentes formes d'humus. L'analyse des tendances annoncées par le tableau 5 montre qu'en général, dans un contexte donné, ce sont les sols possédant les textures les plus fines qui por-

tent la flore la moins acidiphile. Par exemple, la probabilité d'avoir des plantes neutrophiles, voire hygroneutrocalcicoles sur humus acide (eumoder ou plus acide) est plus fréquente si le sol contient un peu d'argile et non uniquement un limon d'altérite ou du sable.

Une interprétation possible serait que dans un contexte stationnel donné, la présence d'éléments fins (argiles, limons fins) favoriserait la rétention des éléments minéraux fertilisants. Ainsi, les plantes exigeantes en éléments minéraux trouveraient de meilleures conditions sur les sols à texture fine.

L'influence de la topographie

Bien que l'Argonne soit une région naturelle de colline, sa topographie est assez variée (figure 10). Sur le plan factoriel présenté en figure 9, la position topographique semble varier avec le pH exprimé par la flore. Les flores les plus neutrophiles sont liées aux vallons, aux dépressions de plateau ou aux bas de versant alors que les plantes acidiphiles ou acidiclinales apparaissent préférentiellement sur les versants ou les rebords de plateau (les plateaux ont une flore intermédiaire).

	Oligomull	Humus doux Eumull et mésomull	Humus acides Eumoder, dysmoder et mor
Interprétation du premier axe factoriel de l'analyse des correspondances	L'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances est bien corrélé avec le pH annoncé par la flore ($R^2=0,74$). Ainsi l'analyse de la répartition des variables de milieu sur cet axe donne des pistes d'explication.	Le premier axe de l'analyse est assez peu expliqué par le pH annoncé par la flore ($R^2=0,38$). Ainsi, sur ces milieux peu acides, le gradient trophique est plus faible et d'autres variables écologiques interviennent sûrement (fraîcheur, notamment).	L'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances est bien corrélé avec le pH annoncé par la flore ($R^2=0,73$). Ainsi l'analyse de la répartition des variables de milieu sur cet axe donne des pistes d'explication.
Rôle de la texture	La tendance est d'avoir une flore moins acidiphile sur les sols à texture fine (limon ou limon argileux) que sur les sols à texture plus grossière (altérite sur argile, altérite ou sable).	Les textures argileuses dès la surface ont une flore légèrement plus neutrophile (pH=6,4) que les textures de limon sur argile (pH=5,9) ou d'altérite de gaize (pH=5,9).	Sur eumoder, dysmoder et mor, il y a une tendance à avoir des flores légèrement moins acidiphiles sur les sols qui contiennent un peu d'argile par rapport aux autres textures (sols gaizeux, limono-sableux ou sableux).
Rôle de la topographie	Les versants ont une flore plus acidiphile (pH=4,5) que les autres positions topographiques (pH= 5,4 pour les plateaux et pH=5,7 pour les plaines, vallons et talwegs).	Les versants ont une flore plus acidiline voire acidiphile (pH=5) que les autres positions topographiques (pH moyens variant de 5,8 à 6,1).	Les stations à humus acide situées en fond de vallon ou en bas de versant ont une flore moins acidiphile (pH=5,2) que celle des stations de plateau, de plaine ou de versant (pH moyens variant de 3,6 à 4,3).
Rôle des essences apportant de l'azote (aulne glutineux)	Les stations portant de l'aulne ont une flore plus neutrophile ou neutronitrophile (pH=6,1) que celles sans aulne (pH=5,1).	Sur ces stations où les flores neutrophiles ou neutronitrophiles dominent déjà, l'effet de l'aulne semble très limité.	L'aulne est très peu fréquent sur ces stations. Quand il est présent, il semble que la flore s'enrichit en espèces nitratophiles.
Rôle historique (ancienneté de la forêt)	La flore des forêts anciennes semble moins neutrophile que celle des forêts jeunes.	L'ancienneté de la forêt ne semble pas avoir d'effet sur la flore sur ce type d'humus.	L'ancienneté de la forêt ne semble pas avoir d'effet sur la flore sur ce type d'humus.

Tableau 5. Les principales tendances observées sur les relevés réalisés en Argonne. Toutes les valeurs de pH sont obtenues à partir de la flore (moyennes de valeurs indicatrices).

Cette tendance est retrouvée sur les autres formes d'humus étudiées. Ce sont, par exemple, les mêmes positions topographiques (versant ou bord de plateau) qui favorisent une flore plus acidiphile quel que soit l'humus. Une piste d'explication serait qu'il y a eu colluvionnement sur les zones basses (bas de versant, fond de vallon) et qu'ainsi, elles sont plus riches en éléments minéraux. Il peut cependant y avoir interaction entre la position topographique et la texture des sols. En effet, le plus souvent les fonds de vallon et les bas de versant sont plus argileux que les versants qui ont des textures plus grossières (limon d'altérite ou sable).

L'influence de la présence de l'aulne

La présence de l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) ou du robinier (*Robinia pseudacacia* L.), qui

sont des espèces fixatrices d'azote atmosphérique et donc qui enrichissent la station en azote par leur litière, peut favoriser le développement d'espèces nitratophiles sur des humus épais. Un tel phénomène a été visualisé dans les lan-

des de Gascogne sur podzol (sol sableux avec humus très acide) avec la présence d'ortie dioïque (*Urtica dioica* L.), d'herbe à Robert (*Geranium robertianum* L.) et d'épiaire des bois (*Stachys sylvatica* L.) sous du robinier.

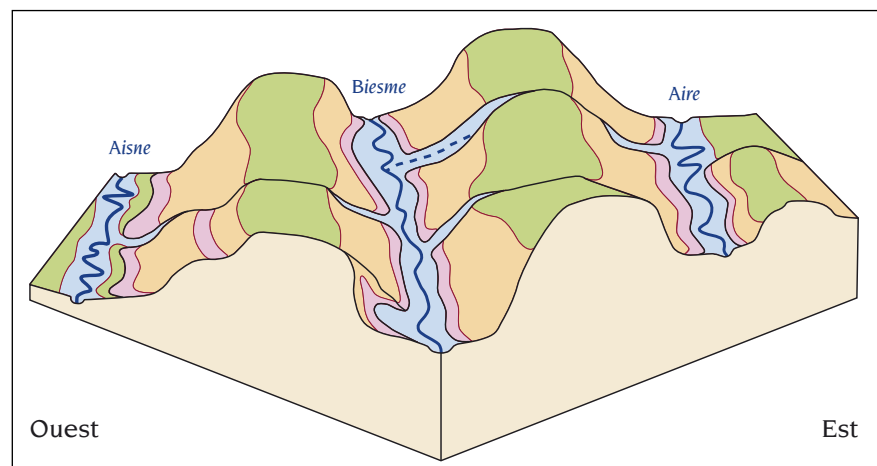


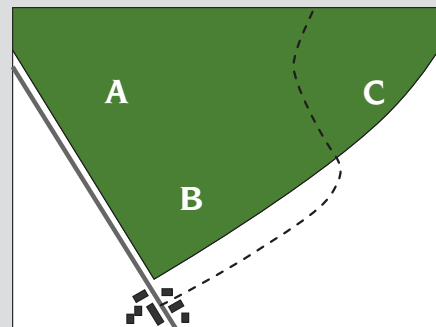
Figure 10. Bloc-diagramme synthétique de l'Argonne. Le massif formé majoritairement de gaize est cerné à l'est par l'Aire et à l'ouest par l'Aisne. De nombreuses petites vallées orientées est-ouest sont présentes. Le relief assez souvent marqué permet de définir diverses positions topographiques : plateau, haut de versant, versant, bas de versant, fond de vallon... (Perrier et al., 2007).

Forêts anciennes et récentes, comment les reconnaître ?

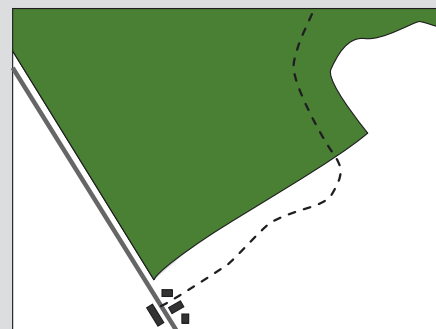
Dans un premier temps, il a été tenté de définir le caractère ancien ou récent de la forêt dans chaque point de sondage à l'aide de la flore. En effet, des listes de plantes significativement plus fréquentes en forêt ancienne ou en forêt jeune existent. Deux listes de référence ont été utilisées (Dupouey et al., 2002, et les plantes citées au moins trois fois par Hermy et al., 1999). Ensuite, il a été tenté de définir le caractère ancien ou jeune des forêts dans lesquelles les relevés ont été réalisés en utilisant le nombre de plantes de forêts anciennes dans le relevé, leur proportion à l'intérieur du relevé ou la combinaison des deux. Plusieurs seuils ont été utilisés. Les résultats obtenus n'ont pas de réelle cohérence.

Le meilleur moyen de définir le caractère récent ou ancien des forêts dans lesquelles les relevés ont été effectués est de se référer à des cartographies anciennes fiables. Les cartes d'état-major de la première moitié du XIX^e siècle peuvent constituer une bonne référence (Dupouey et al., 2007). Ces cartes ont pu être consultées pour la zone d'étude. Une comparaison entre la localisation actuelle des points sur fond topographique de l'Institut géographique national et la lecture des cartes d'état-major a permis de savoir si chaque relevé était ou non en terrain boisé il y a environ deux siècles (figure 11). De manière générale, il y a peu de points inventoriés qui correspondent à de la forêt jeune (17%). L'occupation des sols était dans ce cas de la terre agricole (8%), de la vigne (6%) ou des prairies (3%). La part des vignes est artificiellement augmentée en raison d'un site particulièrement échantillonné.

Figure 11. Méthode de comparaison cartographique visuelle pour connaître l'état boisé antérieur de relevés forestiers.



Les relevés sont localisés sur fond de carte de l'Institut géographique national (IGN).



La lecture simultanée de la carte IGN et de la carte d'état-major (ci-dessus) permet de constater que le point C n'était pas en milieu forestier au milieu du XIX^e siècle.

En Argonne, le robinier est très rare et c'est essentiellement l'aulne qui joue le rôle d'essence fixatrice d'azote. L'enrichissement des sols en azote par l'aulne est montré sur la figure 9. En effet, l'aulne va non seulement de pair avec les espèces mésohygrophiles, mais aussi avec les plantes neutro-nitroclines ou hygro-neutro-nitrophiles. Cette tendance est retrouvée sur les humus acides, même si l'aulne y est rare. En revanche, sur les humus doux, l'effet de l'aulne semble moins marqué, la flore y étant naturellement neutrophile, voire nitrophile.

Là encore, il n'est pas possible de dissocier l'effet de l'aulne d'autres paramètres. Par exemple, pour des raisons d'alimentation en eau, l'aulne est plus fréquent dans les positions topographiques basses (fond de vallon, bas de versant, dépression de plateau).

L'influence de l'historique de l'état boisé

En France, comme dans beaucoup de pays d'Europe, une bonne part des forêts (environ la moitié) a moins de deux siècles d'existence (ce qui est récent, à l'échelle fores-

tière). Cela résulte d'une reconquête de la forêt sur des terres cultivées, des pâtures ou des landes qui s'est faite depuis le début du XIX^e siècle, après des périodes d'importants défrichements.

Le caractère récent ou ancien de la forêt influe sur la flore du sous-bois (Dupouey et al., 2002 ; Hermy et al., 1999). Certaines espèces se retrouvent préférentiellement en forêt ancienne (comme le muguet [*Convallaria majalis* L.] ou la luzule poilue [*Luzula pilosa* (L.) Willd.]), d'autres en forêt récente (à l'instar du prunellier [*Prunus spinosa* L.] ou de l'herbe aux femmes battues [*Tamus communis* L.]).

Les vitesses de progression très faibles de certaines espèces forestières seraient une des causes de leur absence des forêts récentes (Dupouey et al., 2002). L'utilisation agricole des terrains, même lointaine, provoque des modifications importantes de la structure ou de la chimie des sols, ce qui peut expliquer les préférences de certaines plantes pour les forêts anciennes ou récentes. Ainsi, des différences importantes du sol ont pu être mises en évidence (Dupouey et al.,

2002). Par exemple, les forêts anciennes :

- ont en général une épaisseur de litière plus importante ;
- ont un rapport carbone/azote des horizons de surface plus élevé ;
- ont une moindre teneur en phosphore dans les horizons de surface ;
- ont un pH plus bas.

Grâce à des comparaisons cartographiques (figure 11), l'historique de chaque relevé a pu être établi. L'influence de l'ancienneté de la forêt a ainsi été étudiée comme celle des autres paramètres.

Sur oligomull, les forêts jeunes ont généralement une flore moins acidiphile que celle des forêts anciennes. Cette tendance va dans le sens des constatations faites usuellement : les sols sont chimiquement moins riches en forêt ancienne (Dupouey et al. 2002). En revanche, sur les humus doux ou acides, l'historique de l'état boisé n'est pas lié à l'axe 1 qui traduit le degré d'acidité de la flore. Cela signifie que dans ce cas, l'historique de la forêt n'influence pas *a priori* les décalages constatés entre la flore et l'humus.

Comme pour les autres paramètres, il n'est pas possible de distinguer clairement l'effet de l'ancienneté de la forêt des autres facteurs. Si les constatations obtenues sur oligomull vont dans le sens supposé initialement, l'absence d'effet pour les autres formes d'humus peut surprendre.

Les données récoltées sur le terrain lors de la création du guide permettent de dégager quelques tendances. En toute rigueur, il ne s'agit là que de facteurs influençant la diversité de la flore sur une forme d'humus donnée. Il faudrait comparer ces mêmes facteurs en Argonne et dans une autre région naturelle (la Champagne humide, par exemple), pour conclure sur les causes des décalages.

Les pistes à explorer

D'autres pistes ne peuvent pas être étudiées faute d'informations plus précises, mais d'autres facteurs pourraient également intervenir. Certains sont énumérés ci-après.

Les séquelles de la grande guerre

Parmi les facteurs qui n'ont pas été étudiés figurent les conséquences de la guerre de 1914-1918. En effet, l'Argonne a été traversée par la ligne de front et une part conséquente de sa surface a été classée en zone rouge ou jaune après la première guerre mondiale (Perrier *et al.*, 2007).

Dans certains secteurs, il a été très difficile de trouver des lieux non perturbés (par des tranchées, des trous d'obus...) pour effectuer des relevés. Le bouleversement important des sols et le remaniement des horizons peuvent changer fortement les propriétés du sol. Ils pourraient constituer une des causes des décalages constatés entre flore et humus.

L'ouverture des peuplements

L'Argonne a été une région fortement touchée par la tempête de décembre 1999. Même si les relevés ont été concentrés dans les peuplements les moins touchés, de nombreuses trouées existent et les

apports de lumière au sol peuvent être importants.

Le changement des conditions microclimatiques au sol peut provoquer une minéralisation rapide (en quelques années) des humus (Jabiol *et al.*, 2007). Par ailleurs, les apports de lumière peuvent aussi provoquer en quelques années des changements de composition dans la flore (apparition de plantes héliophiles dans les coupes forestières, par exemple). Ainsi, les nombreuses ouvertures liées à la tempête ou à des coupes fortes pourraient influencer les décalages observés. Il suffirait qu'humus et végétation ne réagissent pas de concert au changement d'ambiance lumineuse.

Le couvert des peuplements ou leur surface terrière n'ont pas été notés lors de la réalisation des relevés. Il n'est donc pas possible de mettre en relation la lumière arrivant au sol avec la composition du cortège herbacé. Ce facteur serait donc à étudier pour savoir s'il a une influence.

Le degré de maturité des peuplements

Au cours d'un cycle de futaie régulière, lors du passage de jeunes peuplements (fourrés, gaulis) à des peuplements d'âge intermédiaire (perchis, jeune futaie) puis à des peuplements âgés (futaie, vieille futaie), il y a évolution des humus (Jabiol *et al.*, 2000). Les jeunes peuplements présentent des humus moins épais que les peuplements âgés.

En règle générale, les relevés pour la réalisation du Guide des stations de l'Argonne ont été réalisés dans des peuplements adultes (le plus souvent en mélange futaie-taillis et plus rarement en futaie régulière, dans des stades allant de la jeune futaie à la vieille futaie). Pour éviter une trop forte hétérogénéité des relevés et pour des raisons pratiques (pénétrabilité des peuplements, manque de plantes indicatrices, etc.), les jeunes stades réguliers n'ont le plus souvent pas été visités.

Les points échantillonnés se trouvant dans des peuplements présentant parfois des degrés de maturité différents, ce paramètre peut donc intervenir pour expliquer les décalages entre flore et humus. Dans ce cas, il faudrait que l'évolution à moyen terme des humus sous l'effet des peuplements forestiers ne soit pas cohérente avec celle de la flore, mais cela n'a pas été démontré.

Les pollutions azotées

L'analyse d'un certain nombre de sols à deux dates différentes dans le Nord-Est de la France a montré qu'au cours des dernières décennies, les sols s'étaient globalement enrichis en azote et que dans certains cas ils s'étaient appauvris en potassium, mais surtout en calcium et magnésium (Dupouey *et al.*, 1998). Par ailleurs, des changements de la flore du sous-bois ont été mis en évidence sur cette même zone d'étude entre 1970 et 1990. La flore du sous-bois est plus riche en espèces, notamment nitrophiles, mais il y a aussi, dans une moindre mesure, augmentation de la fréquence d'espèces acidiphiles (Dupouey *et al.*, 1999). Comme pour tout phénomène écologique, les causes peuvent être multiples. Il semble cependant que les dépôts atmosphériques azotés sont la principale cause de ces changements. En effet, les activités humaines ont modifié la composition chimique de l'atmosphère et de nombreux polluants, notamment azotés, y sont désormais présents (Garrec, 1993).

Ces résultats sont intéressants à mettre en parallèle avec les décalages constatés en Argonne. En effet, les décalages entre flore et humus pourraient s'expliquer par les apports azotés qui peuvent d'une part eutrophiser la végétation, mais d'autre part aussi acidifier les sols (Dupouey *et al.*, 1999). La végétation et les humus pourraient intégrer de manière différente les apports azotés ce qui induirait les décalages constatés. De plus l'azote peut avoir soit un effet eutrophisant, soit un effet acidifiant ce qui

est cohérent avec des décalages observés dans les deux sens.

L'analyse cartographique de la forêt d'Amance (Meurthe-et-Moselle) a montré que l'eutrophisation se faisait surtout en périphérie sud ou sud-ouest du massif alors que l'acidification était surtout présente au cœur du massif (Dupouey *et al.*, 1999). Les vents et la topographie interviennent *a priori* sur les dépôts azotés. La topographie apparaissant comme un des facteurs liés au décalage entre flore et humus, il serait intéressant de chercher s'il ne s'agit pas là d'un phénomène induit par les dépôts azotés. Les différences constatées entre Champagne humide (région naturelle relativement plate) et Argonne (région naturelle au relief marqué) en ce qui concerne le décalage entre la flore et l'humus seraient ainsi expliquées.

En conclusion, l'étude des relevés réalisés en Argonne et leur comparaison à des valeurs de référence a permis de confirmer les décalages entre la flore et l'humus constatés sur le terrain. Si des facteurs expliquent partiellement l'origine des anomalies constatées, aucune explication globale et exhaustive n'apparaît pour l'instant. Des investigations complémentaires seraient nécessaires pour cerner l'origine de ces phénomènes.

Malgré les décalages observés, il a été possible de réaliser le Guide des stations forestières de l'Argonne en s'appuyant sur la flore. Cela a cependant nécessité de nombreuses précautions et une validation croisée des données floristiques et pédologiques. Comme pour les autres documents diagnostiquant les stations forestières, il est toujours préférable de réaliser des relevés dans des zones peu perturbées, loin des lisières, dans des peuplements âgés... Cela permet d'obtenir une détermination plus juste de la station forestière et de ses potentialités.

Bibliographie

- Bailly G., 1992 – Catalogue des types de stations forestières de Brie champenoise. AREP, Besançon, 355 p.
- Blondeau A. et Pomerol B., 1988 – Notice explicative de la feuille de Sainte-Ménéhould à 1/50 000. BRGM, Orléans, 39 p.
- Dupouey J.-L. *et al.*, 1998 – Désaturation et enrichissement en azote des sols forestiers du Nord-Est de la France au cours des dernières décennies. *Rev. for. fran.*, t. L, n°5, pp. 391-402.
- Dupouey J.-L. *et al.*, 1999 – Changement de la végétation dans les forêts du Nord-Est de la France entre 1970 et 1990. *Rev. for. fran.*, t. LI, n°2, pp. 219-230.
- Dupouey J.-L., Sciama D., Koerner W., Dambrine É. et Rameau J.-C., 2002 – La végétation des forêts anciennes. *Rev. for. fran.*, t. LIV, n°6, pp. 521-532.
- Dupouey J.-L., Bachacou J., Cosserat R. *et al.*, 2007 – Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des Cartes*, n°191, pp. 85-98.
- Garrec J.-P., 1993 – Évolution de la pollution atmosphérique en France. De la pollution locale à la pollution globale. *Annales de Géographie*, vol. 102, n° 572, pp. 359-365.
- Gégout J.-C., 2001 – Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la flore forestière française. *Rev. for. fran.*, t. LIII, n°3-4, pp. 397-403.
- Gégout J.-C., Coudun C., Bailly G. et Jabiol B., 2005 – EcoPlant: a forest sites database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of vegetation Science*, vol. 16, n° 2, pp. 257-260.
<<https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/bd/ecoplant.htm>>, consulté le 7 I 2009.
- Hermey M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. et Lawesson J.E., 1999 – An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, n° 91, pp. 9-22.

- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.-F., Toutain F. et Brun J.-J., 1995 – L'humus sous toutes ses formes. ENGREF, Nancy, 1^{ère} édition, 64 p.
- Jabiol B. *et al.*, 2000 – Évolution de la diversité et du fonctionnement des humus au cours d'une révolution forestière en futaie régulière de hêtre. Site-atelier de la forêt de Fougères (I. et V.). Rapport de synthèse, convention de recherche Écofor n°97, novembre 2000, 43 p.
- Jabiol B., 2007 – Mise au point d'outils robustes d'estimation de la richesse minérale et de la production d'azote minéral du sol utilisant la valeur indicatrice de la flore, des formes d'humus et de la pédofaune. Volet 2 : utilisation des formes d'humus pour caractériser la richesse minérale du sol. Convention de recherche Ecofor n°2005.22, Rapport final, AgroParisTech-ENGREF, 40 p.
- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.-F., Toutain F. et Brun J.-J., 2007 – L'humus sous toutes ses formes. AgroParisTech ENGREF, Nancy, 2^{nde} édition, 68 p.
- Milard L., 2002 – Guide pour l'identification des stations et le choix des essences en Champagne humide. CFPPA de Croigny, Les Loges Margueron, 110 p.
- Muller S., Horemans P. et Madesclaire A., 1993 – Les types de stations forestières de l'Argonne. CREUM, Université de Metz, Metz, 163 p.
- Perrier C., Gaudin S. et Madesclaire A., 2007 – Guide pour l'identification et le choix des essences en Argonne. CFPPA de Croigny, Les Loges Margueron, 118 p.
- Rameau J.-C., Dumé G. et Mansion D., 1989 – Flore forestière française, Guide écologique illustré, t. 1 : plaines et collines, Paris, IDF, 1785 p.

L'auteur remercie Laurence Carnnot-Milard (CRPF), Céline Perrier (CRPF), Richard Chevalier (Cemagref), Gérard Dumé (IFN) et Bernard Jabiol (AgroParisTech-Engref) pour leurs relectures et leurs conseils, ainsi que Jean-Luc Dupouey (INRA) qui a permis l'accès aux données cartographiques pour les forêts anciennes.